

УДК [598.112.23:591.551](470.620)

НАПРЯЖЕННОСТЬ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ САМЦАМИ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *DAREVSKIA BRAUNERI* (SAURIA, LACERTIDAE) МОЖЕТ НЕГАТИВНО ВЛИЯТЬ НА ИХ ОТНОШЕНИЯ С САМКАМИ

А. Ю. Целлариус¹, Е. Ю. Целлариус¹, Э. А. Галоян²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: ale5386@yandex.ru*

² *Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
Россия, 125009, Москва, Большая Никитская, 2
E-mail: edsmail@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.01.2018 г., принята 31.01.2018 г.

Ранее (Целлариус и др. 2016 *a*) нами было установлено существование у ящерицы Браунера многолетних отношений социальной моногамии (*A*-отношений). Данные, приведенные в настоящей статье, показывают, что агрессия территориального самца в адрес самки, в том числе сексуальная агрессия, проявляются преимущественно во время или непосредственно после территориального конфликта самца с вторгшимся на его территорию соседом. В течение часа у самки, подвергшейся агрессии, сохраняется повышенная частота отказов от социальных контактов с самцом. В диаде с устойчивыми многолетними *A*-отношениями, в периоды с высокой напряженностью территориальных отношений самца с соседями агрессивность самца по отношению к самке и частота отказов самки от контактов были достоверно выше, чем в периоды с низкой напряженностью территориальных отношений. Формирование *A*-отношений требует регулярных контактов самца с самкой и продолжается, как правило, более одного года. Таким образом, высокая напряженность территориальных отношений самцов в поселении может препятствовать формированию социальной моногамии и связанной с ней устойчивой сексуальной связи.

Ключевые слова: территориальность, агрессивность самцов, социальная моногамия, скальные ящерицы.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-46-53

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что те или иные особенности социального и сексуального поведения самцов ящериц оказывают влияние как на их привлекательность для самок (Целлариус и др., 2016 *b*, *в*; Baird et al., 2007; Kelso, Martins, 2008 и др.), так и на физиологическое состояние последних. При этом значение имеет не только поведение самца, направленное на самку, но и его поведение при взаимодействии с другими самцами. Однако в целом вопрос влияния системы социальных отношений у ящериц на их сексуальные взаимоотношения исследован довольно поверхностно и складывающаяся картина противоречива.

В частности, на развитие гонад и половых продуктов у самок положительно влияет не только ухаживание самца за самкой, но и его заявочные демонстрации, адресованные другим самцам (Crews et al., 1974; Crews, 1975). Однако агрессивные взаимодействия между самцами могут, в отличие от заявочных демонстраций, резко тормозить у самок секрецию гонадотропина (Crews, 1975), т. е. агрессивность самца может являться фактором снижения его репродуктивного успеха.

В то же время принято считать, что иерархический статус самца и размер/качество его территории являются критериями, на основе которых самка выбирает партнера (или место своего постоянного пребывания) (Nixon, 1987; Tokarz, 1995; Kwiatkowski, Sullivan, 2002). Притом что и статус самца, и размер и качество его территории положительно коррелируют с его агрессивностью (Rand, 1967; Fox et al., 1981).

Нами в течение десяти лет изучались социальные и сексуальные взаимоотношения у скальной ящерицы Браунера *Darevskia brauneri* (Méhely, 1909). У данного вида обнаружены многолетние персонализированные дружественные социальные отношения (далее *A*-отношения или *A*-связь) между самками и территориальными самцами (Целлариус и др., 2016 *a*), которые являются необходимым условием длительной сексуальной связи (Целлариус и др., 2016 *в*). Один из атрибутов *A*-отношений – высокая частота аффилиативного поведения обоих членов диады. Эта социальная связь, как правило, моногамна и, сформировавшись, сохраняется на протяжении нескольких лет, до гибели одного из членов диады (Целлариус и

др., 2016 а). При этом частота посещения территории самца его территориальными соседями и неоседлыми самцами (напряженность территориальных отношений) и, соответственно, частота проявления агрессии владельцем территории на протяжении существования диады могут существенно меняться.

Предметом данной статьи является описание механизма влияния напряженности территориальных отношений на аффилиативность членов диады с устойчивой А-связью. Следует отметить, что изучение данной проблемы изначально нами не ставилось. Ее существование вообще выявилось уже при обработке и осмыслении полученных данных, и в результате объем фактического материала по этому вопросу оказалась ограниченным. Осознавая неполноту информации, мы, тем не менее, учитывая скудость имеющихся в литературе данных такого рода, полагаем, что даже фрагментарные наблюдения в этой области заслуживают опубликования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились с 1997 по 2006 г., в период с конца апреля по конец сентября, в течение 1 – 5 месяцев ежегодно, в районе между Анапой и Новороссийском, на южном макросклоне хребта Навагир, на дне одной из узких долин, пересекающих макросклон. Дно долины покрыто высокоствольным широколиственным сомкнутым лесом. Постоянное население ящериц встречалось здесь преимущественно в «окнах», образовавшихся в месте падения 1–2 крупных деревьев (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Материалы, легшие в основу данной статьи, были получены в результате наблюдений в одном из «окон» на дне долины.

Общая площадь участка наблюдений около 2000 м², здесь в разные годы обитало от 18 до 28 половозрелых, оседлых и временно оседлых особей. Дистанционное распознавание ящериц было возможно благодаря цветовым меткам. На спине ящерицы в области холки закреплялись 1–2 цветные бусины диаметром 2 мм в разных сочетаниях. Показано, что «пришивание» бусин не оказывает влияния на поведение и выживаемость ящериц (Rodda et al., 1988; Dodd, 1993). В статье особи упоминаются под присвоенными им номерами, при этом самцам присваивается индекс *M*, самкам – *F*.

Пространство поселения почти во все дни, когда погода допускала активность ящериц, находилось под наблюдением одного-двух человек не менее часа, обычно же в течение 4 – 6 часов. В ходе

наблюдения наносилась на карту-схему траектория перемещения особи, места и продолжительность остановок, места контактов с сородичами. Обязательно отмечалось наличие определенных поведенческих комплексов, реализуемых в ходе контакта. В пределах участка нами было зарегистрировано 8 диад с А-отношениями, из них 6 находились под более или менее постоянным наблюдением в течение от трех до семи лет.

При выявлении конфигурации индивидуального пространства животного основным понятием является «точка регистрации особи» (Rose, 1982). Под точкой регистрации в рамках данной работы мы подразумеваем, во-первых, пересечение ящерицей квадрата, являющегося ячейкой сетки, наложенной на карту-схему. Размер ячейки составлял 0.25×0.25 см в масштабе схемы. Во-вторых, место нахождения ящерицы в неподвижности вне убежища в течение приблизительно одной минуты. Остановки менее минуты не рассматривались. При выделении охраняемой территории особи в качестве «точки регистрации» мы принимали место нахождения конспецифика того же пола в момент, когда в его адрес регистрировалась прямая (не ответная) неритуализованная агрессия данной особи. В пределах индивидуального пространства большинства особей существуют хорошо выраженные области концентрации точек регистрации, которые мы будем далее называть зонами комфорта. Для их выявления использовалась процедура, предложенная M. D. Samuel с соавторами (1985).

Для характеристики поведения особи мы применяли простые индексы. Аффилиативность, агрессивность и режестность особи – это доля контактов (в %), в которых наблюдалась соответствующая форма поведения. Оценкой сексуальной агрессивности принималась доля контактов с жестким предкопуляционным примингом от общего числа наблюдавшихся контактов с примингом. Говоря о напряженности территориальных отношений самца с соседями, мы имеем в виду отношение (в %) числа точек регистрации других самцов на его территории к общему числу точек регистрации на этом пространстве, включая точки самого владельца территории.

Расчеты проводились в программе Excel, для вычисления статистических критериев и определения уровня доверительной вероятности использовались общепринятые формулы и таблицы (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001).

В подробностях район и методы исследований, а также техника обработки материала описаны нами ранее (Целлариус и др., 2016 а, в).

РЕЗУЛЬТАТЫ

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ СОЦИАЛЬНОГО И СЕКСУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Поведение, анализируемое в данной статье, мы подразделяем на четыре функциональных комплекса. Для каждого комплекса приводится только краткое описание, подробно различные формы социального поведения ящерицы Браунера описаны нами ранее (Целлариус и др., 2016 а, в).

Аффилиативное поведение (А-поведение). В контексте данной статьи аффилиативное поведение – это поведение, проявляющееся в интересексуальных контактах, вне сексуального, агонистического или ориентировочного контекста, которое сопровождается телесным контактом. Характерно как для самцов, так и для самок.

Выглядит такое поведение как наползание на партнера, часто взаимное наползание и лежание «в обнимку». Данное поведение, очевидно, привлекательно как для оппонента, так и для самого актора. Если самец, начавший контакт с сексуально-ориентировочного или сексуального поведения, сталкивается со встречным аффилиативным поведением самки, он в большинстве случаев реагирует на него прекращением сексуального поведения и переключением на поведение аффилиативное (Целлариус Е., Целлариус А., 2006) – лежание «в обнимку».

Режектное поведение (R-поведение, поведение отказа от контакта). К этой категории мы относим два поведенческих комплекса: 1. *Циркумдукция* (Целлариус и др., 2016 а), которая, как правило, сочетается с короткими отскакиваниями от оппонента. В интересексуальных контактах оседлых половозрелых особей наблюдалось только у самок. 2. *Отступление*. Под отступлением мы подразумеваем как стремительный уход из поля зрения оппонента (бегство), так и более или менее спокойное отступление за пределы дистанции контакта. Характерно для обоих полов. У самок бегство часто предваряется циркумдукцией.

Агрессия. В интрасексуальных взаимодействиях все формы агрессивного поведения наблюдались у представителей обоего пола. В интересексуальных – репертуары самцов и самок частично различны.

Нападение. В случае А-отношений наблюдалось исключительно у самцов. В своей типичной интенсивности нападение выглядит следующим образом: ящерица «нацеливается» на оппонента, переступает всеми четырьмя лапами, одновременно подергивая хвостом, после чего следует бросок с несколько опущенной головой, завершающийся «мертвой хваткой» или одним-двумя

сильными укусами. В контексте интересексуальных взаимодействий данный поведенческий комплекс всегда реализовался в редуцированном виде – переступание лапами и подергивание хвостом были не выражены.

Прямая угроза (S-угроза). Также наблюдалась только у самцов. Представляет собой редуцированную незавершенную форму нападения – короткий бросок в сторону самки или серия таких бросков.

Ритуализованная угроза (R-угроза). В типичной интенсивности ящерица опускает голову, «раздувает» горло, уплощает тело в латеральной плоскости, поворачивается боком к оппоненту и приподнимается на передних ногах. Далее могут следовать выпад и укус и/или удар хвостом. В интересексуальных контактах характерна для самок, у самцов наблюдалась исключительно редко. Всегда в редуцированном виде – три последних элемента слабо выражены или вообще не выражены.

Сексуальное поведение и сексуальная агрессия. В нашем случае сексуальное поведение – это поведение самцов, связанное непосредственно со спариванием, – предкопуляционный приминг и копуляция. Самка в данном процессе играет пассивную роль, она может не препятствовать спариванию или отказываться от него, но ее поведение при этом неспецифично. Сексуальное поведение самца включает захват самки пастью, массаж челюстями крестцовой области в сочетании с царапанием основания хвоста передней лапой. Сексуальной агрессией мы называем ситуацию, когда захват самки пастью происходит в результате поведения, практически неотличимого от нападения. За таким захватом всегда следует крайне жесткий «массаж» и очень энергичное сопротивление самки, включающее сильные укусы.

ЧАСТОТА И ОБСТОЯТЕЛЬСТВА ПРОЯВЛЕНИЯ АГРЕССИИ

В диадах с А-отношениями агрессивность в интересексуальных контактах низка как у самок, так и у самцов (табл. 1). При этом обстоятельства и характер агрессии у разных полов существенно отличаются. У самок, если не считать укусов при попытках спаривания, агрессия выражалась в R-угрозе и регистрировалась в ситуациях, когда неподвижно лежащая самка неожиданно обнаруживала А-партнера, незаметно приблизившегося сзади вплотную. Поза угрозы сохранялась не более нескольких секунд, после чего самка ложилась снова. Заметная реакция самцов на такую угрозу отсутствовала. В ответ на агрессию партнера самка отвечала не агрессией, а той или иной формой R-поведения.

НАПРЯЖЕННОСТЬ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ САМЦАМИ

Таблица 1. Особенности поведения особей, поддерживающих *A*-отношения (по всей совокупности данных)
Table 1. Behavioral habits of the individuals maintaining *A*-relations (over the total sample)

Характеристика поведения	Число контактов, <i>n</i>	Доля контактов с соответствующей формой поведения, %	Ошибка доли, <i>m</i>
Агрессивность самца	315	3.2	0.99
Жесткость приминга	45	13.3	5.07
Аффилиативность самца	315	54.6	2.81
Агрессивность самки	315	0.3	0.32
Режктность самки	315	28.0	6.69
Аффилиативность самки	315	53.0	2.81

Агрессия самцов практически всегда была инициативна, выражалась в *S*-угрозе или нападении и регистрировалась нами только в двух ситуациях: либо когда самка оказывалась поблизости в момент территориального конфликта самца с соседом (при этом нападение одного из самцов на самку прекращало конфликт), либо когда самка попадалась на пути самца, возвращающегося после жесткого пограничного конфликта в центр своей территории.

Сексуальная агрессивность самца в отношении *A*-партнерши в целом сравнительно невысока (см. табл. 1). Сексуальная агрессия в диадах с устоявшимися *A*-отношениями также регистрировалась только в связи с территориальными конфликтами самца, точно в тех же ситуациях, что и обычная агрессия в адрес самки.

В нескольких случаях мы наблюдали резкие повышения частоты вторжений самца на территорию соседа и, соответственно, повышение частоты территориальных конфликтов между этими самцами. Это наблюдалось в ситуациях, когда у самца начинали формироваться *A*-отношения с самкой, которая имела зоны комфорта как на его территории, так и на территории соседа. При уходе самки на территорию соседа самец почти всегда сопровождал ее до границы своей территории и, если не сталкивался здесь с соседом, проникал вслед за самкой на соседскую территорию, где столкновение рано или поздно, но происходило почти обязательно. Результатом являлось увели-

чение агрессивности по отношению к своей *A*-партнерше того самца, на территорию которого происходили вторжения. Интересно отметить, что при устоявшихся *A*-отношениях мы такого следования за партнершей не наблюдали.

ВЛИЯНИЕ АГРЕССИВНОСТИ САМЦА НА ПОВЕДЕНИЕ САМКИ

В диадах с *A*-отношениями, при низкой агрессивности самцов, низкой режктности и высокой аффилиативности самок поведение последних заметно меняется непосредственно после акта агрессии самца (табл. 2), но, если агрессия не повторяется, приблизительно через час возвращается на обычный для этих отношений уровень.

Очевидно, что при устойчивом повышении агрессивности самца должны происходить устойчивые изменения поведения самки. К сожалению, только в одном случае можно говорить о «чистом эксперименте», когда увеличение напряженности территориальных отношений произошло у самца, у которого вполне сложившиеся *A*-отношения с самкой существовали уже более двух лет (диада *M4+F12*). Соответственно, наблюдавшееся изменение поведения не может быть отнесено к побочным эффектам начального этапа формирования взаимоотношений.

В 1997 г. напряженность территориальных отношений *M4* с соседями была умеренной (табл. 3), в целом ниже, чем у остальных самцов

Таблица 2. Изменения поведения самки после агрессии самца или насильственного спаривания в диадах с *A*-отношениями (объединены данные по диадам *M4+F12*, *M4+F18/3*, *M11/20+F8/2*)

Table 2. Female's behavior changes after aggression of a male or coercive copulation in the pairs with *A*-relations (combined data on the *M4+F12*, *M4+F18/3*, and *M11/20+F8/2* dyads)

Характеристика поведения самки	По всей выборке (<i>n</i> = 259)	В течение часа после агрессии самца (<i>n</i> = 41)	ϕ^*	<i>P</i>
Аффилиативность	50.2	34.1	1.95	0.95
Режктность	26.3	43.9	2.21	0.97

Примечание. ϕ^* – ϕ -критерий Фишера, *P* – уровень доверительной вероятности.

Note. ϕ^* – Fisher's ϕ -test, *P* – confidence probability.

Таблица 3. Поведение членов диады *M4+F12* (устойчивые *A*-отношения) в годы с высокой и низкой напряженностью территориальных отношений

Table 3. Behavior in the *M4+F12* dyad (with stable *A*-relations) during some years with the high and low tension of territorial relations

Характеристика поведения	Период наблюдений		n_1	n_2	φ^*	P
	1997 г.	1998 г.				
Напряженность территориальных отношений	10.7	23.7	1584	1030	8.77	0.99
Агрессивность самца	3.1	10.1	97	69	1.86	0.94
Жесткость приминга	0.0	26.7	8	15	2.48	0.99
Аффилиативность самца	51.5	47.8	97	69	0.47	0.36
Агрессивность самки	2.1	1.4	97	69	0.34	0.27
Режектность самки	16.5	39.1	97	69	3.26	0.99
Аффилиативность самки	49.5	46.4	97	69	0.39	0.30

Примечание. n – объем выборки, φ^* – φ -критерий Фишера, P – уровень доверительной вероятности.

Note. n – sample size, φ^* – Fisher's φ -test, P – confidence probability.

поселения. В 1998 г. у одного из соседей *M4*, у *M16*, начали формироваться *A*-отношения с *F12*, партнершей *M4*. Территория *M16* располагалась к западу от территории *M4* и утром начинала освещаться солнцем приблизительно на полтора часа раньше территории *M4*. У самки *F12*, начиная минимум с 1996 г., на территории *M16* располагалось две зоны комфорта, которые использовались как раз в утренние часы. Когда в 1998 г. у *M16* начали формироваться *A*-отношения с *F12*, он начал следовать за ней на территорию *M4*. По аналогичным причинам осложнились отношения и с восточным соседом, с *M11/20*. *A*-партнерша *M11/20*, *F8/2*, начала в первую половину дня посещать освещенную солнцем территорию *M4*, что вызвало регулярные вторжения на эту территорию ее *A*-партнера, *M11/20*. Соответственно, напряженность территориальных отношений *M4* с соседями увеличилась, увеличилась и его агрессивность по отношению к *F12* и, особенно резко, сексуальная агрессивность. В ответ резко увеличилась режектность самки (см. табл. 3). Аффилиативность партнеров и агрессивность самки остались практически неизменными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование устойчивых *A*-отношений занимает не менее одного сезона, чаще более. Триггером, запускающим рост аффилиативности самки и снижение ее режектности, в большинстве случаев является высокая аффилиативность самца (Целлариус и др., 2016 б). Формирование *A*-отношений является обязательным условием возникновения долговременной сексуальной связи (Целлариус и др., 2016 в). Приведенные данные позволяют предполагать, что высокая напряженность территориальных взаимоотношений между сам-

цами, повышая их агрессивность по отношению к самкам, может осложнять или вообще блокировать формирование дружественных социо-сексуальных связей между самцами и самками. Таким образом, залогом возникновения системы долговременных интерсексуальных *A*-отношений у ящерицы Браунера является не просто устойчивая оседлость конкретных самца и самки (Целлариус и др., 2016 б), а существование демов с постоянным составом территориальных самцов, между которыми возникают персонализированные конвенциональные отношения, снижающие частоту и напряженность территориальных конфликтов (Brattstrom, 1974; Jaeger, 1981).

Благодарности

Мы глубоко признательны Б. Д. Васильеву, И. С. Даревскому, Е. Н. Панову, Г. В. Польшовой и В. А. Черлину за участие в обсуждении результатов обработки материала на разных стадиях исследования, Н. Б. Ананьевой, Л. Ю. Зыковой, Л. М. Мухаметову, Ю. Г. Меньшикову и сотрудникам Утришской биостанции РАН за помощь в организации полевых работ. Часть снаряжения и оборудования была любезно предоставлена Н. Б. Ананьевой (Зоологический институт РАН), В. А. Черлиным (АО «Биопрепарат») и Е. Н. Романовой (ТОО «Бином»). Спонсорская помощь полевому отряду была оказана руководителем ТОО «Бином» покойным Ю. И. Ивановым.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-63064, 05-04-49468 и 15-04-03987) и Российского научного фонда (проект № 14-50-00029, тема АААА-А16-116021660077-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М. : Высш. шк. 343 с.
- Сидоренко Е. В. 2001. Методы математической обработки в психологии. СПб. : Речь. 350 с.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 80, вып. 7. С. 863 – 868.
- Целлариус Е. Ю., Целлариус А. Ю. 2006. Изменение поведенческого репертуара при реагировании на особей противоположного пола у скальной ящерицы с хребта Навагир // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых : материалы конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 308 – 316.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2016 а. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia braueri* (Lacertidae). 1. Дружественная моногиния самцов и полиандрия самок // Зоол. журн. Т. 95, вып. 7. С. 848 – 859.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2016 б. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia braueri* (Lacertidae). 2. Поиск постоянного участка обитания, критерии выбора социального партнера и факторы дружественной интеграции диад // Зоол. журн. Т. 95, вып. 11. С. 1343 – 1353.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2016 в. Социальная привлекательность партнерши как основа возникновения многолетней сексуальной связи между самцом и самкой у скальной ящерицы *Darevskia braueri* (Reptilia, Sauria) // Современная герпетология. Т. 16, вып. 3/4. С. 151 – 160.
- Baird T. A., Hranitz J. M., Timanus D. K., Schwartz A. M. 2007. Behavioral attributes influence annual mating success more than morphological traits in male collared lizards // Behavioral Ecology. Vol. 18, № 6. P. 1146–1154.
- Brattstrom B. H. 1974. The evolution of reptilian social behavior // American Zoologist. Vol. 14, № 1. P. 35 – 49.
- Crews D. 1975. Psychobiology of reptilian reproduction // Science. Vol. 189, № 4203. P. 1059 – 1065.
- Crews D., Rosenblatt J. S., Lehrman D. S. 1974. Effects of unseasonal environmental regime, group presence, group composition and males' physiological state on ovarian recrudescence in the lizard, *Anolis carolinensis* // Endocrinology. Vol. 94, iss. 2. P. 541 – 547.
- Dodd C. K. 1993. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* // J. Herpetology. Vol. 27, iss. 2. P. 209 – 213.
- Fox S. S., Rose E., Myers R. 1981. Dominance and acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana* // Ecology. Vol. 62, iss. 4. P. 888 – 893.
- Hixon M. A. 1987. Territory area as a determinant of mating systems // American Zoologist. Vol. 27, № 2. P. 229 – 247.
- Jaeger R. G. 1981. Dear enemy recognition and the cost of aggression between salamanders // American Naturalist. Vol. 117, № 6. P. 962 – 974.
- Kelso E. C., Martins E. P. 2008. Effects of two courtship display components on female reproductive behaviour and physiology in the sagebrush lizard // Animal Behaviour. Vol. 75, iss. 2. P. 639 – 646.
- Kwiatkowski M. A., Sullivan B. K. 2002. Mating system structure and population density in a polygynous lizard, *Sauromalus obesus* (= *ater*) // Behavioral Ecology. Vol. 13, iss. 2. P. 201 – 208.
- Rand A. S. 1967. The adaptive significance of territoriality in iguanid lizards // Lizard ecology : A Symposium / ed. W. Milstead. Columbia : Univ. Missouri Press. P. 106 – 115.
- Rodda G. H., Bock B. C., Burghardt G. M., Rand A. S. 1988. Techniques for identifying individual lizards at a distance reveal influences of handling // Copeia. Iss. 4. P. 904 – 913.
- Rose B. 1982. Lizard home ranges : methodology and functions // J. Herpetology. Vol. 16, iss. 2. P. 353 – 369.
- Samuel M. D., Pierce D. J., Garton E. O. 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range // J. Animal Ecology. Vol. 54, iss. 3. P. 711 – 719.
- Tokarz R. R. 1995. Mate choice in lizards : a review // Herpetological Monographs. Vol. 9. P. 17 – 40.

Образец для цитирования:

Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2018. Напряженность территориальных отношений между самцами скальной ящерицы *Darevskia braueri* (Sauria, Lacertidae) может негативно влиять на их отношения с самками // Современная герпетология. Т. 18, вып. 1/2. С. 46 – 53. DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-46-53.

**HIGH TENSION OF TERRITORIAL RELATIONS AMONG MALES
MAY NEGATIVELY INFLUENCE THEIR RELATIONS WITH FEMALES
IN THE ROCK LIZARD *DAREVSKIA BRAUNERI* (SAURIA, LACERTIDAE)**

Alexey Yu. Tsellarius ¹, Elena Yu. Tsellarius¹, and Eduard A. Galoyan²

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prospect, Moscow 119071, Russia
E-mail: ale5386@yandex.ru

² Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University
2 Bol'shaya Nikitskaya Str., Moscow 125009, Russia
E-mail: edsmail@yandex.ru

Received 15 January 2018, accepted 31 January 2018

In previous papers we have ascertained the existence of many-year social monogamy in Brauner's lizard (*A*-relations). The data presented in this communication show that the territorial male's aggression against the female, including sexual aggression, manifests itself during, or immediately after, a territorial skirmish between the male and the intruder. During an hour after this assault, an increased frequency of rejections of social contacts with the male remained in the assaulted female. In dyads with stable long-term *A*-relations, a male's aggressiveness against his female and the frequency of the female's rejections from contacts were significantly higher in the periods with the high tension of territorial relations of the male with his neighbors. The formation of *A*-relations demands frequent male-female amicable contacts throughout more than a year as a rule. Thus, the high tension of territorial relations in a settlement may hamper the formation of social monogamy and the corresponding stable sexual relation.

Key words: territoriality, male's aggressiveness, social monogamy, rock lizards.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-46-53

Acknowledgements: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects nos. 01-04-63064, 05-04-49468, and 15-04-03987) and the Russian Scientific Foundation (project no. 14-50-00029, theme AAAA-A16-116021660077-3).

REFERENCES

- Lakin G. F. *Biometry*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1973. 343 p. (in Russian).
- Sidorenko E. V. *Methods of Mathematical Processing in Psychology*. Saint Petersburg, Rech' Publ., 2001. 350 p. (in Russian).
- Tsellarius A. Yu., Tsellarius E. Yu. Dynamics of *Lacerta saxicola* Population (Reptilia, Sauria) Spatial Structure in Broad-leaved Forests of the Navagir Ridge. *Zoologicheskii zhurnal*, 2001, vol. 80, no. 7, pp. 863–868 (in Russian).
- Tsellarius A. Yu., Tsellarius E. Yu., Galoyan E. A. Social Relationships Between Males and Females in Rock Lizard (*Darevskia brauneri*, Lacertidae). 1. Friendly Monogyny in Males and Polyandry in Females. *Zoologicheskii zhurnal*, 2016 a, vol. 95, no. 7, pp. 848–859 (in Russian).
- Tsellarius A. Yu., Tsellarius E. Yu., Galoyan E. A. Social Relationships Between Males and Females in the Rock Lizard (*Darevskia brauneri*, Lacertidae). 2. Searching for a Place of Stable Residence, Criteria for the Choice of a Social Partner and Factors of a Friendly Intergration of Dyads. *Zoologicheskii zhurnal*, 2016 b, vol. 95, no. 11, pp. 1343–1353 (in Russian).
- Tsellarius A. Yu., Tsellarius E. Yu., Galoyan E. A. Female's Social Attractiveness as the Basis of arising her Long-term Sexual Connection with a Male in the Rock Lizard *Darevskia brauneri* (Reptilia, Sauria). *Current Studies in Herpetology*, 2016 c, vol. 16, iss. 3–4, pp. 151–160 (in Russian). DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-151-160.
- Tsellarius E. Yu., Tsellarius A. Yu. Alterations of behavioural repertoire of response to the members of opposite sex in *Lacerta saxicola* from Navagir mountain. In: *Current Problems of Ecology and Evolution in the Studies of Young Scientists: Proc. of the Conference of PhD students and young scientists of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2006, pp. 308–316 (in Russian).
- Baird T. A., Hranitz J. M., Timanus D. K., Schwartz A. M. Behavioral Attributes Influence Annual Mating Success More than Morphological traits in Male Collared Lizards. *Behavioral Ecology*, 2007, vol. 18, no. 6, pp. 1146–1154.

НАПРЯЖЕННОСТЬ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ САМЦАМИ

Brattstrom B. H. The Evolution of Reptilian Social Behavior. *American Zoologist*, 1974, vol. 14, no. 1, pp. 35–49.

Crews D. Psychobiology of Reptilian Reproduction. *Science*, 1975, vol. 189, no. 4203, pp. 1059–1065.

Crews D., Rosenblatt J. S., Lehrman D. S. Effects of Unseasonal Environmental Regime, Group Presence, Group Composition and Males' Physiological State on Ovarian Recrudescence in the Lizard, *Anolis carolinensis*. *Endocrinology*, 1974, vol. 94, iss. 2, pp. 541–547.

Dodd C. K. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *J. Herpetology*, 1993, vol. 27, iss. 2, pp. 209–213.

Fox S. S., Rose E., Myers R. Dominance and Acquisition of Superior Home Ranges in the Lizard *Uta stansburiana*. *Ecology*, 1981, vol. 62, iss. 4, pp. 888–893.

Hixon M. A. Territory area as a determinant of mating systems. *American Zoologist*, 1987, vol. 27, no. 2, pp. 229–247.

Jaeger R. G. Dear Enemy Recognition and the Cost of Aggression Between Salamanders. *American Naturalist*, 1981, vol. 117, no. 6, pp. 962–974.

Kelso E. C., Martins E. P. Effects of Two Courtship Display Components on Female Reproductive Behaviour and Physiology in the Sagebrush Lizard. *Animal Behaviour*, 2008, vol. 75, iss. 2, pp. 639–646.

Kwiatkowski M. A., Sullivan B. K. Mating System Structure and Population Density in a Polygynous Lizard, *Sauromalus obesus* (= *ater*). *Behavioral Ecology*, 2002, vol. 13, no. 2, pp. 201–208.

Rand A. S. The adaptive significance of territoriality in iguanid lizards. In: W. Milstead, ed. *Lizard Ecology: A Symposium*. Columbia, Univ. Missouri Press, 1967, pp. 106–115.

Rodda G. H., Bock B. C., Burghardt G. M., Rand A. S. Techniques for Identifying Individual Lizards at a Distance Reveal Influences of Handling. *Copeia*, 1988, iss. 4, pp. 904–913.

Rose B. Lizard Home Ranges: Methodology and Functions. *J. Herpetology*, 1982, vol. 16, iss. 2, pp. 353–369.

Samuel M. D., Pierce D. J., Garton E. O. Identifying areas of concentrated use within the home range. *J. Animal Ecology*, 1985, vol. 54, iss. 3, pp. 711–719.

Tokarz R. R. Mate Choice in Lizards: a Review. *Herpetological Monographs*, 1995, vol. 9, pp. 17–40.

Cite this article as:

Tsellarius A. Yu., Tsellarius E. Yu., Galoyan E. A. High Tension of Territorial Relations Among Males May Negatively Influence Their Relations With Females in the Rock Lizard *Darevskia brauneri* (Sauria, Lacertidae). *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 1–2, pp. 46–53 (in Russian). DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-46-53.
